УДК 595.425:591.473.2

В. Т. Горголь, А. В. Ястребцов

СКЕЛЕТНО-МЫШЕЧНАЯ СИСТЕМА НЕКОТОРЫХ КЛЕЩЕЙ-ХЕЙЛЕТИД (TROMBIDIFORMES, CHEYLETIDAE)

Специфические условия существования хищных и паразитических хейлетид находят свое отражение в целом ряде морфо-функциональных особенностей их внешней и внутренней организации (Акимов, Горголь, 1990). Настоящая работа посвящена сравнительному анализу скелетно-мышечной системы некоторых хищных и паразитических представителей семейства, исследование которой было начато ранее на примере хищного клеща *Cheyletus eruditus* (Горголь, Ястребцов, 1987).

Материал и методика. Результаты работы основаны на изучении взрослых самок хищного клеща *Cheletomorpha lepidopterorum* и паразитических клещей *Bakericheyla chanayi, Ornithocheyletia* sp. с применением биомеханических (Akimov, Yastrebtsov, 1988), гистофизиологических (Роскин, Левинсон, 1957) методик, а также визуальных наблюдений за этими клещами в прижизненном состоянии.

Скелетно-мышечная система хейлетид представляет собой интегрированную систему органов, основанную на морфо-функциональном единстве поперечно-полосатой соматической мускулатуры и кутикулярных элементов скелета. Согласно тагмозису хейлетид (Волгин, 1969) ее можно дифференцировать на три скелетно-мышечных комплекса, обеспечивающих мобильность как отдельных органов и структур, так и всего организма в целом: гнатосомальный, идиосомальный и комплекс ходильных конечностей.

С к е л е т н о - м ы ш е ч н ы й   к о м п л е к с   г н а т о с о м ы у всех изученных в настоящей работе видов представлен мышцами хелицер, лабрума, глотки, педипальп, внешними мышцами, а также соответствующими их начальным и концевым отделам элементами скелета (рис. 1). Мышцы хелицер, которые представляют у хейлетид пару двучленистых стилетов (Summers, Witt, 1971; Акимов, Горголь, 1984), образуют две функциональные группы антагонистов. Они берут начало на латеродорсальной поверхности стилофрора и заканчиваются на дорсальной и вентральной поверхностях базальных члеников хелицер по обе стороны от оси артикуляции (рис. 1). Протракторы, поворачивая при сокращении базальный членик хелицер по часовой стрелке, обеспечивают выдвижение их терминальной части — собственно стилетов. Ретракторы, поворачивая базальный членик хелицер против часовой стрелки, втягивают стилеты. Каждая из стилетообразных хелицер изученных хейлетид обеспечена собственным набором мышц, поэтому их движения могут быть как синхронными, так и асинхронными, независимыми друг от друга. При

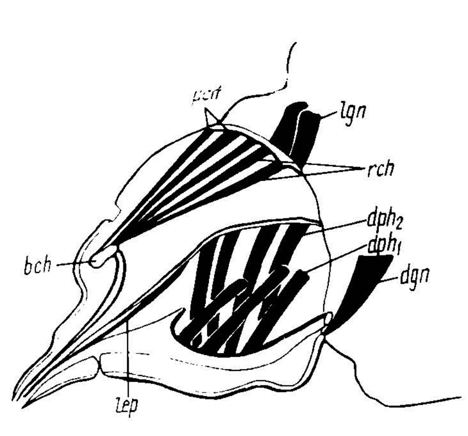


Рис. 1. Мышечная система гнатосомы *Bakericheyla chanayi* (сагиттально):

bch — базальный членик хелицер; *dgn* — депрессоры гнатосомы. dph_1 — внешние дилататоры глотки; dph_2 — внутренние дилататоры глотки; *lgn* — леваторы гнатосомы; *lep* — леваторы лабрума; *pch* — протракторы хелицер; *rch* — ретракторы хелицер.

ISSN 0084-5604. Вестн. зоологии. 1989. № 4.

перфорировании хейлетидами покровов жертвы или хозяина движения их стилетов, как правило асинхронны, в тоже время как в процессе питания синхронизируются. Причем, в последнем случае за счет одновременного сокращения протракторов и направленной ориентации футляров стилеты смыкаются вогнутыми поверхностями и образуют узкую, полую канюлю. Она продолжительное время может быть погружена в источник питания и служит при этом для транспорта пищи.

Мышцы глотки хейлетид представлены исключительно дилататорами — внешними и внутренними. Первые начинаются на дорсолатеральной поверхности эпистома, а вторые — на задней дорсомедиальной. Как внешние, так и внутренние дилататоры крепятся общим сухожилием на антеродорсальной поверхности глотки. У хищных хейлетид количество глоточных мышц больше (у *Ch. eruditus* их насчитывается 12 пар, а у *B. chanayi* всего 8). Сокращение дилататоров вызывает изгиб дорсальной стенки глотки и вследствие этого расширение ее полости. Сужение просвета глотки при отсутствии в наборе глоточных мышц хейлетид констрикторов происходит за счет эластичности ее стенок, а лабрум, представляющий собой языковидное продолжение эпистома, снабжен парой собственных тонких мышечных пучков. Они начинаются на внутренней поверхности его основания, тянутся вдоль эпистома и заканчиваются на передней кромке эпифаринкса. Сокращение этих мышц приводит лабрум к утолщению или же к его выгибанию и левации.

Внешние мышцы гнатосомы представлены у всех изученных в настоящей работе хейлетид так же, как и у *Ch. eruditus* (Горголь, Ястребцов, 1987) леваторами и депрессорами. Леваторы начинаются на дорсальной поверхности проподосомального щита и крепятся на задней дорсолатеральной поверхности стилофора. Депрессоры берут начало на вентролатеральной поверхности идиосомы в районе кокс II пары ног и заканчиваются на внешней вентролатеральной задней поверхности гипостома (рис. 1). Благодаря такому расположению, а также комбинированному сокращению внешние мышцы позволяют гнатосоме совершать движения в двух взаимно перпендикулярных плоскостях — вертикальной и горизонтальной. У хищных хейлетид *Cheletomorpha lepidopterorum* и *Ch. eruditus*, имеющих хорошо развитый двумыщелковый трансверсальный сустав, соединяющий идиосому с гнатосомой, амплитуда движений гнатосомы в вертикальной плоскости больше, в то время как движение в горизонтальной ограничено этим суставом и аподемами I пары ходильных конечностей и возможно лишь при асинхронном сокращении латеральных групп леваторов и депрессоров гнатосомы. У паразитических клещей *B. chanayi* и *Ornithocheyletia* sp. трансверсальный сустав развит слабо, поэтому движения их гнатосомы как в вертикальной, так и горизонтальной плоскостях равноценны.

Педипальпы у хищных и паразитических представителей семейства имеют ряд отличительных особенностей, которые, в первую очередь, связаны с размерами, формой и морфологической структурой скелетных элементов этих конечностей. Так, у хищного клеща *Ch. lepidopterorum*, как и у *Ch. eruditus* (Горголь, Ястребцов, 1987) педипальпы мощные, крупные, угловатые, составляют большую часть гнатосомы и достигают 2/3 длины идиосомы. У паразитических же видов *B. chanayi* и *Ornithocheyletia* sp. они небольшие, развиты слабо и по форме соответствуют ходильным конечностям, хотя и уступают им по размерам (рис. 2). Проведенные исследования позволили уточнить гомологию члеников педипальп с члениками ходильных конечностей хейлетид. В целом педипальпы этих клещей состоят из сильно видоизмененного, вошедшего в состав гнатосомы тазика (гнатококсы), трохантера (вертлуга), фемура (бедра), гену (колена), тибии (голени) и тарсуса (лапки) (рис. 2). Трохантер у всех изученных нами видов редуцирован и представлен небольшими, слитыми с гнатококсами на их аксиальной поверхности склеритами. Он не имеет собственной мускулатуры и не принимает участия в движе-

нии педипальп. В связи с этим первым подвижным члеником педипальп является фемур. У хищных хейлетид он по сравнению с другими члениками чрезмерно гипертрофирован, а у паразитических — равновелик последним. Следующий членик педипальп — гену, у паразитических видов *B. chanayi* и *Ornithocheyletia* sp. имеет сходное с другими члениками строение, а у хищных — вариабельное. Так, у *Ch. eruditus* он значительно меньше остальных терминальных члеников, а у *Ch. lepidopterorum* практически полностью редуцирован (представлен вентролатеральным склеритом, не имеющим собственных мышц) (рис. 2). Тибия педипальп всех изученных нами хейлетид развита достаточно хорошо, ее дорсальная поверхность образует подвижный когтевидный придаток (коготь). У хищников он крупнее, чем у паразитических видов, имеет зубцы и ориентирован антиаксиально. Когти педипальп *B. chanayi* и *Ornithocheyletia* sp. почти гладкие, без зубцов и загнуты на вентральную сторону. Тарсус — последний членик педипальп, небольшой. У хищных видов располагается у основания когтя, хорошо выражен морфологически и управляется мышцами-флексорами, у паразитических же слит с тибией и его мышцы при этом редуцированы.

Сочленение всех члеников педипальп и изученных видов однотипное и осуществляется посредством одномыщелковых суставов, ориентированных между коксами (гнатококсами) и фемуром латерально, а во всех других случаях — дорсально. Несмотря на более мощное развитие мышц педипальп у хищных представителей семейства, их топография полностью соответствует топографии мышц этих конечностей у паразитиче-

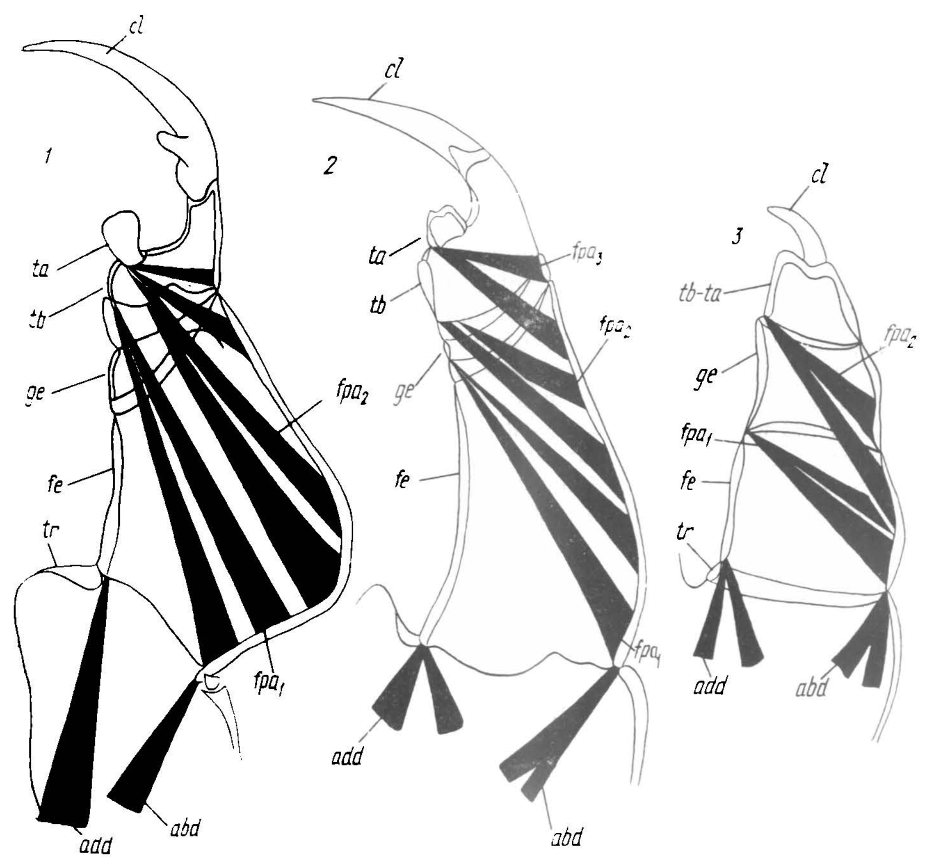


Рис. 2. Мышцы педипальп хейлетид: ***Cheletomorpha lepidopterorum (1), Cheyletus eruditus (2), Bakericheyla chanayi (3):***

abd — абдукторы педипальп; *add* — аддукторы педипальп; *cl* — коготь; *tr* — склерит трохантера; *epa* — экстензоры педипальп; *fe* — фемур; *fpa* — флексоры педипальп; *ge* — гену; *ta* — тарсус; *tb* — тибия.

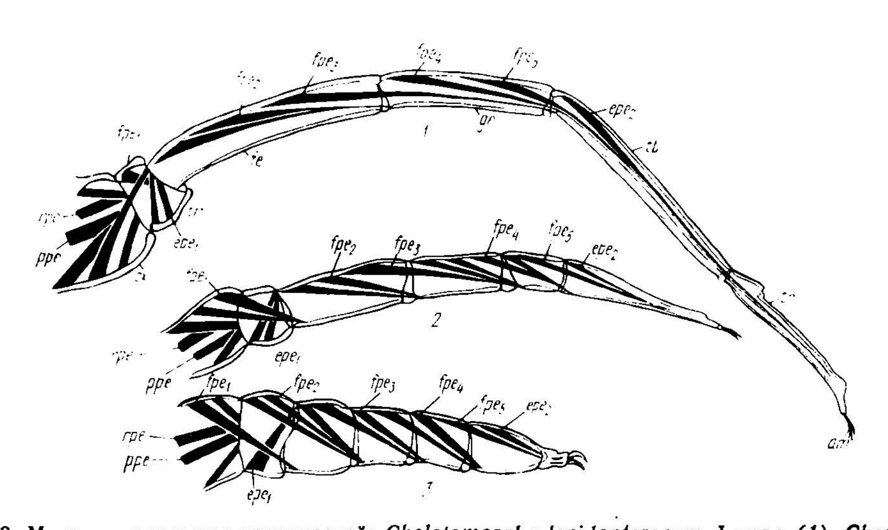


Рис. 3. Мышцы ходильных конечностей: *Cheletomorpha lepidopterorum*, I пара *(1)*, *Cheyletus eruditus (2)*, *Bakericheyla chanayi (3)*:

am — амбулакрум; *cx* — кокса; *epe* — экстензоры ног; *fe* — фемур; *fpe* — флексоры ног; *ge* — гену; *ta* — тарсус, *tb* — тибия; *tr* — трохантер.

ских видов. Мышцы педипальп представлены антагонистами фемура, расположенными в гнатококсах и мышцами-флексорами терминальных члеников. Антагонисты (аддукторы и абдукторы) приводят в движение фемур и берут начало на задней и латеральной поверхностях гнатококс, заканчиваясь на дорсо- и вентролатеральных поверхностях фемура. Благодаря одномыщелковому латеральному сочленению с гнатококсами, а также наличию мышц-антагонистов, фемур может двигаться как в вертикальной, так и горизонтальной плоскости. Терминальные членики педипальп приводятся в движение мышцами-флексорами. Как и у *Ch. eruditus* (Горголь, Ястребцов, 1987), у других представителей семейства они тянутся от дорсальной поверхности каждого предыдущего членика к вентральному краю последующего, обеспечивая за счет одномыщелковых дорсальных суставов, сгибание гену, тибии и тарсуса в горизонтальной плоскости (рис. 2). При этом следует отметить, что у хищного клеща *Ch. lepidopterorum* начало мышц-флекторов смещено к фемуру, а мышцы сросшегося с фемуром гену отсутствуют. У паразитических клещей *B. chanayi* и *Ornithocheyletia sp.* отсутствуют мышцы тарсуса, слившегося с тибией. (рис. 2). Когтевидные выросты педипальп как хищных, так и паразитических хейлетид, не имеют собственной мускулатуры, но тем не менее отделены, как и у *Ch. eruditus* от тибии полоской артроподиальной мембраны.

Скелетно-мышечный комплекс ходильных конечностей. Для ходильных конечностей хейлетид характерны, включая амбулакрум, 7 члеников. При этом коксы, срастаясь с идиосомой, служат опорным скелетным элементом основания конечностей. Форма и размеры конечностей хейлетид, а также пропорции отдельных члеников (коксы, трохантера, гену, тибии, тарсуса и амбулакрума) варьируют в зависимости от специализации отдельных видов к различным условиям обитания. Это хорошо заметно при сравнении ходильных конечностей хищных и паразитических хейлетид. Коксы могут быть сближены, как например, у хищного клеща *Ch. lepidopterorum* или объединены в две группы, разделенные небольшим промежутком — переднюю (I и II пары ног) и заднюю (III и IV пары), как у *Ch. eruditus, B. chanayi, Ornithocheyletia* sp. (рис. 3, *4*). При сравнении ног хейлетид с помощью «индекса» их формы (таблица) видно, что у различных видов он не одинаков. У хищных представителей семейства все одноименные членики разных

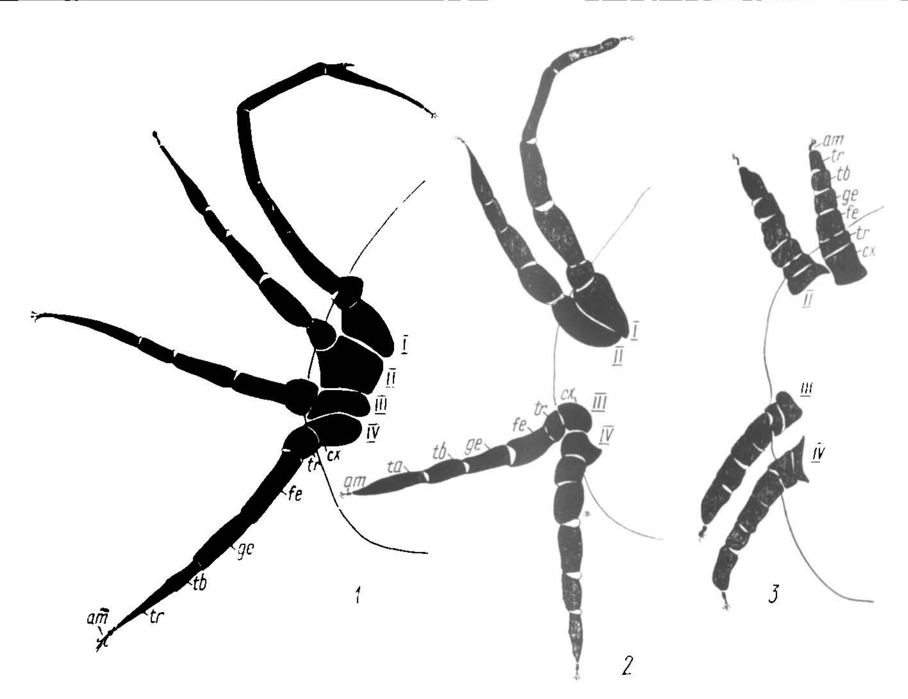


Рис. 4. Формы ходильных конечностей хищных и паразитических хейлетид *Cheletomorpha lepidopterorum* (*1*); *Cheyletus eruditus* (*2*), *Bakericheyla chanayi* (*3*) (обозначения как на рис. 3).

пар конечностей, начиная с фемура, имеют индекс меньше, чем у паразитических. У паразитических видов значительно больше и относительная величина усилий, создаваемых на конце терминального комплекса конечности. Артикуляция члеников и топография мышц конечностей у изученных видов хейлетид, несмотря на указанные отличия, достаточно однообразны и соответствуют педипальпальным. Движение первых двух подвижных члеников (трохантер—фемур) во всех конечностях осуществляется за счет сокращения мышц-антагонистов и артикуляции в двумыщелковых суставах (кокса—трохантер, трохантер—фемур) (рис. 3). При этом указанные членики, как и конечности в целом, двигаются в двух взаимно перпендикулярных плоскостях. Терминальные членики конечностей (гену, тибиа, тарсус) управляются исключительно мышцами-

Индекс формы (соотношение длины члеников к их диаметру) **ходильных конечностей некоторых хейлетид.**

Вид клеща	Индекс формы отдельных члеников						F_1/F_2
	конечности	трохантер	фемур	гену	тибия	тарсус	
Ch. eruditus	I	1,10	0,29	0,36	0,14	0,11	0,027
	II	1,50	0,47	0,40	0,39	0,24	0,053
	III	2,70	0,70	0,42	0,60	0,32	0,086
	IV	1,00	0,60	0,53	0,34	0,3	0,079
Ch. lepidopterorum	I	3,00	0,13	0,27	0,1	0,1	0,035
	II	3,00	0,27	0,28	0,40	0,08	0,073
	III	2,00	0,24	0,33	0,30	0,1	0,072
	IV	1,40	0,25	0.26	0,27	0,08	0,063
B. chanayi	I	1,10	1,14	1,17	0,90	0,57	0,32
	II	1,20	1,50	0,88	0,75	0,57	0,30
	III	1,00	1,17	0,75	0,56	0,57	0,18
	IV	0,84	1,00	0,67	0,50	0,36	0,18

флексорами и характеризуются одномыщелковыми дорсальными сочленениями. Исключение составляет последний членик ходильных конечностей — амбулакрум, который соединен с тарсусом двумыщелковым трансверсальным суставом. Движение амбулакрума обеспечено мышцами-флексорами и экстенсорами, которые берут начало на дорсальной поверхности тибии и тарсуса (рис. 3). Сам амбулакрум у всех исследованных видов хейлетид представлен комплексом склеритов, связанных между собой артроподиальной мембраной. Форма склеритов варьирует, но во всех случаях хорошо различимы пары базальных, интеркалярных и когтевидных склеритов.

Скелетно-мышечный комплекс идиосомы. В него входят дорсовентральные, продольные дорсальные, генитальные и ректальные мышцы (рис. 5). Первые представлены у хищников 5 парами мышечных групп, у паразитических — четырьмя и проходят симметрично продольной оси тела между криптами кишечника. Число мышечных волокон в дорсовентральных мышцах как у хищных, так и у паразитических клещей, значительно варьирует (от 2 до 7). Дорсальные продольные мышцы тянутся вдоль дорсальной поверхности идиосомы. У хищных клещей *Ch. eruditus* и *Ch. lepidopterorum* они начинаются на внутреннем заднем крае проподосомального щита и заканчиваются на переднем гистеросомального. Количество мышц равно двум парам мышечных пучков. У паразитических хейлетид отсутствует гистеросомальный щит, поэтому эти мышцы, начинаясь там же, где и у хищников, крепятся к дорсальной поверхности гистеросомы. Кроме того, у *Ch. eruditus* и *Ch. lepidopterorum* количество мышечных пучков больше — три. Как у всех хейлетид, дорсальные продольные мышцы идиосомы обеспечивают незначительное изгибание их тела в вертикальной плоскости.

Ректальные мышцы и мышцы генитального клапана у всех исследованных хейлетид идентичны. Они представлены дилататорами, соединяющими латеральную поверхность идиосомы (опистосомы) с кутикулой (рис. 5). Кроме того, в состав ректальных мышц, кроме дилататоров, входят и мышцы-дефекаторы — два мышечных пучка, тянущихся параллельно ректуму.

Обсуждение результатов. Анализ строения и функционирования скелетно-мышечной системы изученных хейлетид показывает, что топографически и функционально она принципиально однотипна как у хищных, так и у паразитических видов семейства. Кроме того, соответствует аналогичной системе органов некоторых других тромбидиформных клещей (Blauvelt, 1945; Mitchell, 1962; Mathur, Le Roux, 1964). Особенно это относится к хелицеральным, глоточным и внешним мышцам гнатосомального комплекса, которые обеспечивают добычу и поглощение пищи (Беккер, 1935; Акимов, Ястребцов, 1981; Andre, Remacle, 1984). Что же касается мышц идиосомы, то их комплекс у хейлетид значительно беднее, чем у других тромбидиформных клещей (Mitchell, 1962) и представлен лишь дорсовентральными, а также узкоспециализированными (генитальными и ректальными) мышцами.

В скелетно-мышечной системе клещей хейлетид представляют интерес мышцы и элементы скелета педипальп и ходильных конечностей — органов, обеспечивающих успех поиска и захвата добычи-жертвы, а также органов фиксации на теле хозяина. У хищных хейлетид надежный захват и удержание жертвы потребовало увеличения жесткости педипальп, которое достигнуто у *Ch. eruditus* и *Ch. lepidopterorum* уменьшением количества степеней свободы этих конечностей в результате редукции члеников или их срастания друг с другом. Чаще всего таким редуцированным члеником оказывается гену. Среди исследованных нами видов крайним вариантом в этом отношении является *Ch. lepidopterorum*, у которого происходит не только частичное слияние гену с фемуром, но и полная редукция мышц у этого членика. С другой стороны, излишняя жесткость системы члеников, образующих педипальпу, компенсируется

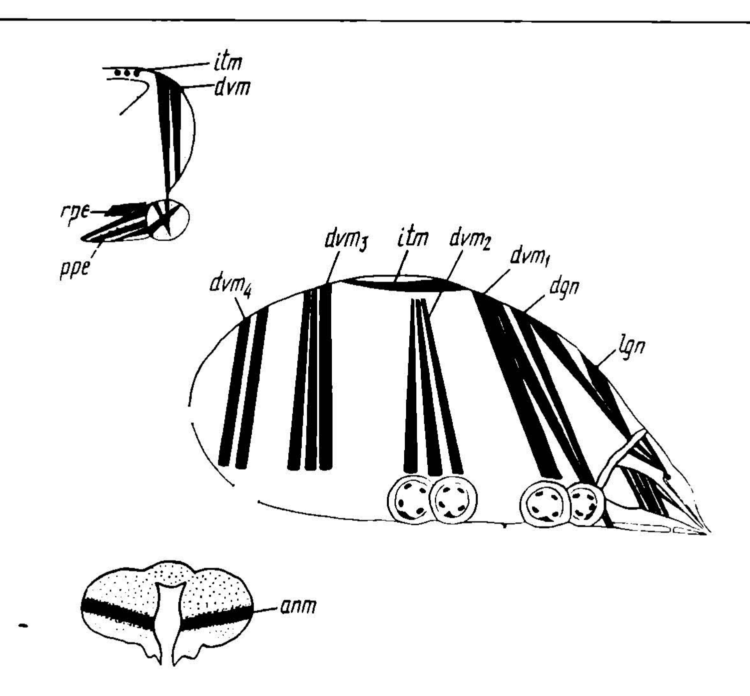


Рис. 5. Мышцы идиосомы *Bakericheyla chanayi*:

1 — сагиттальный срез через идиосому; *2* — поперечный срез на уровне III пары ног; *3* — поперечный срез на уровне анального отверстия: *anm* — анальные мышцы; *dvm* — дорсовентральные мышцы; *itm* — дорсальные продольные мышцы; *lgn* — леваторы гнатосомы; *dgn* — депрессоры гнатосомы; *ppe* — промоторы ног; *rpe* — ремоторы ног.

вторичной подвижностью когтя педипальп. Благодаря этому при резких движениях захваченной жертвы коготь хищника, играющий основную роль при захвате и удержанию последней, смягчает такие динамичные нагрузки и предохраняет членики педипальп от повреждения. В отличие от хищных хейлетид, у паразитических видов педипальпы небольшие, гену не редуцирован. Основная функция таких педипальп — осязательная, например у *B. chanayi* и *Ornithocheyletia* sp. В связи с этим коготь тибии педипальп у них менее развит и смещен вперед, а тарсус слит с тибией и не имеет собственных мышц. Следует отметить, что в педипальпах хейлетид в отличие от их конечностей не обнаружены структуры, гомологичные амбулакруму.

Что касается ходильных конечностей, то в основе их функционирования лежит схема, типичная для движения конечностей клещей в целом (Akimov, Yastrebtsov, 1988). Однако все же существуют некоторые отличия, связанные, в первую очередь, с фиксированной, как и у других тромбидиформных клещей, коксой. Неподвижная кокса служит основным элементом скелета для прикрепления внутренних мышц-антагонистов, внешние же мышцы ходильных конечностей практически отсутствуют. В связи с этим у хейлетид базальный комплекс конечностей представлен только одним подвижным члеником — трохантером, который за счет мышц-антагонистов и особенностей артикуляции с коксой и фемуром обеспечивает движение конечности в двух взаимно перпендикулярных плоскостях. Терминальный комплекс конечностей хейлетид представлен гомономными, не имеющими мышц-антагонистов элементами. Все эти выше перечисленные особенности ходильных конечностей в значительной степени обуславливают достаточно четко выраженную их разнокачественность. Метрические характеристики (Горголь, Ястребцов. 1987), а также визуальные наблюдения за первой парой ног *Ch. lepidopterorum* и у *Ch. eruditus* свидетельствуют о том, что она, в основном. выполняет тактильные функции, в то время как локомоторные выполня-

ются ею весьма посредственно и спорадически. У хищников основная локомоторная функция выполняется II—IV парами ног, последняя при этом осуществляет также и опорную функцию. Несмотря на то, что по своим метрическим характеристикам (Горголь, Ястребцов, 1987) конечности *Ch. eruditus*, так же как и *Ch. lepidopterorum*, являются типично бегательными, у них в отличие от бегательных конечностей других клещей (Akimov, Yastrebtsov, 1988), обладающих высокой мобильностью, отсутствуют специализированные демферные структуры (вторичное деление члеников). Их функцию у хейлетид выполняют, по-видимому, неподвижные коксы, принимающие на себя значительную часть механической нагрузки при контакте конечности с субстратом. Что же касается амбулакрального аппарата, то у свободноживущих хейлетид он развит слабее, чем у паразитических. Эти различия связаны в первую очередь с тем, что это — единственный членик терминального комплекса ходильных конечностей хейлетид, имеющий мышцы-антагонисты, причем антагонизм этих мышц носит явно вторичный характер. По мнению некоторых авторов (Вайнштейн, 1960; Волгин, 1969), амбулакрум тромбидиформных клещей является производным тарсальных щетинок. В то же время наличие мыщелкового сочленения (тарсус—амбулакрум) и мышц-антагонистов амбулакрума у хейлетид указывает на то, что последний является крайне специализированным члеником ходильной конечности, в состав которого тарсальные щетинки входят как отдельные склериты.

Акимов И. А., Горголь В. Т. Хищные и паразитические клещи-хейлетиды.— Киев: Наук. думка, 1990.— 180 с.

Акимов И. А., Ястребцов А. В. Строение и функции мышц ротового аппарата клеща Tetranychus urticae (Trombidiformes, Tetranychidae) // Вестн. зоологии.— 1981.— № 3.— С. 54—59.

Акимов И. А., Ястребцов А. В. (Akimov I. A., Yastrebtsov A. V.) Skeletalmuscular system of Gamasid mites (Mesostigmata, Gamasina) // Zool. Jb. Anat.— 1988.— **117**, N 4.— P. 397—439.

Беккер Э. Г. Челюстной аппарат паутинного клещика Tetranichus telarius и его отправления в связи с вопросом о химической борьбе с клещиком // Зоол. журн.— 1935.— **14**, № 4.— С. 637—654.

Вайнштейн Б. А. Тетраниховые клещи Казахстана.— Алма-Ата: Казгосиздат, 1960.— 276 с.— (Тр. НИИ защиты растений; Т. 5).

Волгин В. И. Клещи семейства Cheyletidae мировой фауны.— Л.: Наука, 1969.— 432 с.

Горголь В. Т., Ястребцов А. В. Мышечная система клеща Cheyletus eruditus // Вестн. зоологии.— 1987.— № 2.— С. 60—67.

Роскин Г. И., Левинсон Л. Б. Микроскопическая техника.— М.: Высш. шк., 1957.— 448 с.

Andre H. M., Remacle C. Comparative and functional morphology of the gnathosoma of Tetranychus urticae (Acari, Tetranychidae) // Acarologia.— 1984.— **25**, N 2.— P. 179—190.

Blauvelt W. E. The internal Morphology of the common red spider mite Tetranychus telarius (Linn.) // Mem. Cornell. Univ. Agric. Exper. St.— 1945.— 270.— P. 1—36.

Mathur S. N., LeRoux E. J. The musculature of the valve mite Allothrombium leroxi (Trombidiformes, Trombidiidae) // Ann Entomol. Soc. Quebec.— 1965.— **10**.— P. 129—163.

Mitchell R. D. The musculature a trombiculid mite Blankartia acuscutelaris (Walch.) // Ann. Entomol. Soc. Amer.— 1962a.— **55**.— P. 106—119.

Summers F. M., Witt R. S. The gnathosoma of Cheyletus cacachuamilpensis Baker.// Proc. Soc. Wash.— 1971.— **73**.— P. 158—168.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 30.07.87

Skeleto-Muscular System in Some Cheyletid Mites (Trombidiformes, Cheyletidae). Gorgol V. T., Yastrebtsov A. V.— Vestn. zool., 1989, No. 4.— A comparative analysis of the skeleto-muscular system structure in two predaceous and two parasitic representatives of Cheyletidae is given. It is shown that under mite transfering into a new adaptation zone, minimal changes has been observed in cheliceral, pharyngeal and external muscles of the gnatosomal complex, and maximal — in skeletal structures, pedipalp muscles and walking extremities.